Прикладная математика и механика. Том 41, 1977

УДК 531.36

УСТОЙЧИВОСТЬ РЕШЕНИЙ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ ЛОТКИ — ВОЛЬТЕРРА

Ю. А. Пых

(Ленинград)

Исследуется асимптотическое поведение решений системы дифференциальных уравнений Лотки — Вольтерра [1,2]. Рассматриваются следующие вопросы: поведение решений системы Лотки — Вольтерра при взаимодействиях типа хищник — жертва с частичным лимитированием, глобальная устойчивость в модели конкурентного типа с симметричной матрицей взаимодействий.

1. Введение. Лотка [1] при рассмотрении кинетики химических реакций, а затем, независимо от него, Вольтерра [2] для описания динамики численности групп, составляющих биологическое сообщество, предложили следующую систему обыкновенных дифференциальных уравнений (штрих означает производную по времени t):

$$x_i' = x_i\left(b_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_j\right) \quad (i = 1, \ldots, n) \tag{1.1}$$

Здесь $x_i(t)$ — численность (или масса) i-й группы сообщества (или участвующего в химической реакции вещества) в момент t, постоянные b_i, a_{ii} характеризуют скорость роста i-й группы в отсутствие других, а постоянные a_{ij} при $i \neq j$ характеризуют влияние взаимодействия между группами на скорость роста.

В последующие годы Вольтерра получил ряд результатов качественного характера о поведении решений $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), \ldots, x_n(t))$ системы (1.1) при различных предположениях о векторе $\mathbf{b} = (b_1, \ldots, b_n)$ и матрице $A = (a_{ij})_{n \times n}$. Эти результаты были объединены и систематизированы в книге [3], на которую и будем в дальнейшем ссылаться. Исчерпывающие сведения о математических исследованиях Вольтерра в экологии можно найти в работе [4].

Правомерность описания эволюции биологических сообществ уравнениями типа (1) неоднократно обсуждалась в литературе [5], причем некоторые авторы отмечали недостаточную обоснованность двух основных предположений Вольтерра, использованных им при выводе системы (1.1). Речь идет о принципе столкновений (иначе говоря, парных взаимодействий), который позволяет ограничиться квадратичными членами в правых частях системы (1.1), и вызвавшем особые нарекания принципе эквивалентности [3], который приводит к тому, что матрица A должна быть кососимметрична. В этом случае система (1.1) консервативна, что не удается подтвердить экспериментально. Следует обратить внимание на то, что Вольтерра и сам видел недостатки указанных принципов и четко очертил границы их применимости [3]. Им же были получены различные модификации системы (1.1), приведены аргументы за и против их рассмотрения и выделены случаи, в которых теоретические результаты, полученные при исследовании системы (1.1) и ее модифицированных вариантов, хорошо подтверждаются экспериментальными данными [3]. Необходимость подробного анализа системы (1.1) и ее возможных модификаций подчеркнута также в недавно переизданной работе А. Н. Колмогорова [6], где отмечена важность получения «качественных результатов из качественных предпосылок». К настоящему моменту можно констатировать, что уравнения Лотки — Вольтерра — один из основных объектов в той ветви прикладной математики, которая возникла из задач теоретической экологии [7].

Внимание исследователей к системе (1.1) обусловлено ее универсальностью, отмеченной в свое время в работе Лотки [8]. Лотка исходил из следующего общего положения. Пусть динамика некоторых взаимодействующих объектов описывается автономной системой обыкновенных дифференциальных уравнений

$$x_i' = X_i(x_1, \ldots, x_n) \quad (i = 1, \ldots, n)$$

Если рассматриваемая система изолирована, то из равенства $x_i = 0$ вытекает $X_i(x_1, \ldots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \ldots, x_n) = 0$. Используя это соотношение, Лотка заключил, что

$$X_i(x_1, \ldots, x_n) = x_i G(x_1, \ldots, x_n) \quad (i = 1, \ldots, n)$$

Функции G_i играют в этом случае роль обобщенных коэффициентов относительного роста. Простейшее выражение для этих функций, естественно, линейное, т. е.

$$G_i(x_1, \ldots, x_n) = b_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} x_j \quad (i = 1, \ldots, n)$$

что и приводит к уравнениям (1.1).

Из сказанного вытекает, что уравнения типа (1.1) являются в некотором смысле «следующими» по сложности после линейных в описании эволюции различных взаимодействующих объектов. Действительно, уравнения этого типа встречаются в исследованиях по кинетике химических реакций [1, 9, 10] и по активности нейронов [11], в математической экономике [12,13], в социологии [14,15].

Основываясь на уравнениях Лотки — Вольтерра, американский математик Кернер построил статистическую механику биологических систем [16-18]. Некоторые пробелы, допущенные в работах Кернера, были в дальнейшем восполнены в работе [19].

Ряд статей [20-22] посвящен численному анализу уравнений (1.1) и сравнению теоретических и экспериментальных данных. В работе [23] предложен графический метод анализа устойчивости для $n \leqslant 3$, основанный на рассмотрении изоклин. Условия устойчивости положения равновесия $\mathbf{x}^* > 0$ системы (1) в «малом» даны в [24].

Из работ советских авторов выделим статьи [25-28], в которых рассмотрены возможные обобщения метода Вольтерра.

Заканчивая этот краткий обзор, укажем на две недавние работы [29,30], в которых можно найти подробное освещение современного состояния вопроса.

Несмотря на значительное число публикаций, посвященных анализу системы (1.1), некоторые вопросы качественного характера остаются открытыми и среди них представляющие наибольший интерес вопросы устойчивости [31, 32]. В частности, в полной мере не рассмотрен вопрос о глобальной устойчивости положения равновесия системы (1.1) для случая взаимодействия типа «хищник — жертва» при частичном лимитировании, что формально соответствует наличию на диагонали кососимметрической матрицы A ненулевых элементов. Этот вопрос рассматривался в [33], но в доказательстве сформулированного там результата есть существенный пробел, который ставит под сомнение его справедливость. Решению этой задачи, а также рассмотрению условий устойчивости точек покоя системы (1.1) в случае взаимодействий конкурентного типа, т. е. при $a_{ij} \leqslant 0$ $(i, j = 1, \ldots, n)$, и посвящена данная работа.

2. Подготовительные замечания. Как следует из постановки рассматриваемой задачи, физический смысл имеют только неотрицательные решения системы (1.1). Обозначим через R_+^n неотрицательный ортант n-мерного эвклидова пространства R^n. Из вида системы (1.1) ясно, что если $\mathbf{x}(0) \in R_+^n$, то $\mathbf{x}(t) \in R_+^n$ для всех $|t| < \infty$, т. е. R_+^n — инвариантное множество системы (1.1). Это свойство позволяет рассматривать R_+^n как фазовое пространство исследуемой системы.

Координаты положений равновесия определяются из системы уравнений

$$x_i \Big(b_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_j\Big) = 0 \quad (i = 1, \ldots, n) \tag{2.1}$$

которая, как можно показать, имеет не более чем 2^n изолированных решений. Наибольший интерес представляет рассмотрение нетривиального положения равновесия, т. е. такого, у которого все компоненты вектора $\mathbf{x}^*$, являющегося решением системы (2.1), положительны.

Предположим, что такое положение равновесия существует. В этом случае систему (1.1) удобнее исследовать, предварительно переписав ее в следующем виде:

$$x_i' = x_i \sum_{j=1}^{n} a_{ij}(x_j - x_j^*) \quad (i = 1, \ldots, n) \tag{2.2}$$

Такая запись позволяет в случае кососимметрической матрицы A без особых затруднений получить выражение для первого интеграла системы (2.2). Действительно, если $A = -A^T$, то квадратичная форма

$$\sum_{i,j=1}^{n} a_{ij}x_ix_j \equiv 0, \quad \forall \mathbf{x} \in R^n$$

Попробуем найти такую функцию V: $R_+^n \to R^1$, чтобы ее производная вдоль траекторий системы (2.2), записывалась следующим образом:

$$V^{\cdot}(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^{n} \frac{\partial V(\mathbf{x})}{\partial x_i} x_i' \equiv \sum_{i,j=1}^{n} a_{ij}(x_j - x_j^*)(x_i - x_i^*) \equiv 0 \tag{2.3}$$

Видно, что покомпонентные производные функции V должны удовлетворять соотношениям

$$\frac{\partial V(\mathbf{x})}{\partial x_i} = \frac{x_i - x_i^*}{x_i} \quad (i = 1, \ldots, n)$$

Интегрируя, получаем

$$V(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^{n} (x_i - x_i^* \ln x_i) \tag{2.4}$$

Именно таким образом функция V была в свое время введена Вольтерра [3]. Очевидно, что функция V при $\mathbf{x} > 0$ выпукла вниз и в точке $\mathbf{x} = \mathbf{x}^*$ достигает минимума $V(\mathbf{x}^*) = 0$. Таким образом, если $A = -A^T$, то $\mathbf{x}^*$ — особая точка типа обобщенный центр.

Конструкция, аналогичная (2.4), как показано в [34], может оказаться полезной при исследовании устойчивости не только системы (1.1), но и некоторых уравнений другого типа.

Иногда наряду с функцией (2.4) в качестве функции Ляпунова для системы (1.1) имеет смысл рассматривать функцию

$$U(\mathrm{x}) = \sum_{i=1}^{n} \alpha_i (x_i - x_i^* \ln x_i) \tag{2.5}$$

введенную также Вольтерра [3]. Применение функции (2.5) целесообразно, если матрица A имеет следующую структуру: $A = \operatorname{diag}(\beta_i)D$, где $\beta_i \neq 0$ $(i = 1, \ldots, n)$, а матрица D кососимметрична. В этом случае, полагая $\alpha_i = 1 / \beta_i$, получаем $U^{\cdot}(\mathrm{x}) \equiv 0$.

Если в системе (1.1) наряду с принципом эквивалентности, определяющим указанный выше вид матрицы A, введено лимитирование, то на диагонали матрицы A появляются отрицательные члены $a_{ii} < 0$. В этом случае для производной функции V вдоль траекторий системы получаем

$$V^{\cdot}(\mathrm{x}) = \sum_{i=1}^{n} a_{ii} (x_i - x_i^*)^2 \tag{2.6}$$

Если $a_{ii} < 0$ для всех $i = 1, \ldots, n$, то $V^{\cdot}(\mathrm{x}) < 0$ при $\mathrm{x} \neq 0$ и, следовательно, положение равновесия x^* асимптотически устойчиво в большом [3]. Напомним, что здесь и далее имеются в виду только решения $\mathrm{x}(t)$, начинающиеся в. R_+^n. Если же лимитирование частичное, т. е. $a_{ii} < 0$ при $i = 1, \ldots, r$, $a_{ii} = 0$ при $i = r + 1, \ldots, n$, что более соответствует реальной ситуации, то гарантировать асимптотическую устойчивость без дополнительных ограничений уже нельзя. Соответствующие достаточные условия, гарантирующие асимптотическую устойчивость в большом, и будут сформулированы ниже.

3. Взаимодействия типа хищник — жертва с частичным лимитированием.

Теорема 1. Пусть элементы матрицы A удовлетворяют условиям: $a_{ij} = -a_{ji}$ при $i \neq j$; $a_{ii} < 0$ при $i = 1, \ldots, r$; $a_{ii} = 0$ при $i = r + 1, \ldots, n$. Пусть система (1.1) имеет изолированное положение равновесия $\mathrm{x}^* > 0$. Пусть, наконец, система из $(2r + 1)$ уравнений от $(n - r)$ переменных

$$\sum_{j=r+1}^{n} a_{ij} (x_j - x_j^*) = 0 \quad (i = 1, \ldots, r) \tag{3.1, а}$$

$$\sum_{j=r+1}^{n} a_{ij} x_j \sum_{k=r+1}^{n} a_{jk} (x_k - x_k^*) = 0 \quad (i = 1, \ldots, r) \tag{б}$$

$$\sum_{i=1}^{n} (x_i - x_i^* \ln x_i) = c \tag{в}$$

не имеет неизолированных решений. Тогда любое решение $\mathrm{x}(t)$ системы (1.1) с начальными условиями $\mathrm{x}(0) > 0$ ограничено и при $t \to \infty$ неограниченно приближается к точке x^*.

Доказательство. Покажем, что функция (2.4) удовлетворяет условиям теоремы Барбашина — Красовского [35].

Как уже отмечалось, $V(\mathrm{x}) > 0$ при $\mathrm{x} > 0$, $\mathrm{x} \neq 0$. Из (2.6) следует, что $V^{\boldsymbol{\cdot}}(\mathrm{x}) \leqslant 0$ для всех $\mathrm{x} \in R^n$. Таким образом, надо показать, что поверхности уровня $V(\mathrm{x}) = c$ при $\mathrm{x} > 0$, $c > V(\mathrm{x}^*)$ ограниченные, а множество $V^* = \{\mathrm{x}\colon \mathrm{x} > 0,\ V^{\boldsymbol{\cdot}}(\mathrm{x}) = 0\}$ не содержит целых траекторий, кроме точки покоя x^*. Ограниченность поверхностей уровня $V(\mathrm{x}) = c$ почти очевидна. Действительно, достаточно заметить, что при больших c найдется λ, не зависящее от c, такое, что поверхность $V(\mathrm{x}) = c$ целиком лежит внутри гиперкуба $0 \leqslant x_i \leqslant \lambda c$ $(i = 1, \ldots, n)$. Подробно этот вопрос рассмотрен в [19].

Выпишем явное выражение для множества V^*. Из соотношения

$$\sum_{i=1}^{r} a_{ii}(x_i - x_i^*)^2 = 0$$

получаем

$$V^* = \{\mathrm{x}\colon x_i = x_i^* \text{ при } (i = 1, \ldots, r),\ \mathrm{x} > 0\}$$

Предположим, что $\mathrm{y}(t) \equiv (y_1(t), \ldots, y_n(t)) > 0$ — решение системы (1.1), такое, что $\mathrm{y}(t) \in V^*$ при $|t| < \infty$. В этом случае имеем

$$y_i'(t) = x_i^* \sum_{j=r+1}^{n} a_{ij}(y_j(t) - x_j^*) \equiv 0 \quad (i = 1, \ldots, r) \tag{а}$$

$$\sum_{j=r+1}^{n} a_{ij} y_j'(t) \equiv 0 \Rightarrow$$

$$\Rightarrow \sum_{j=r+1}^{n} a_{ij} y_j(t) \sum_{k=r+1}^{n} a_{jk}(y_k(t) - x_k^*) \equiv 0 \quad (i = 1, \ldots, r) \tag{б}$$

$$\sum_{i=r+1}^{n} (y_i(t) - x_i^* \ln y_i(t)) = c \tag{в}$$

Таким образом, если система (3.1) имеет только изолированные решения, то в силу единственности точки покоя x^* множество V^* не содержит целых траекторий. Теорема доказана.

В большинстве случаев, при рассмотрении конкретных объектов представляют интерес системы «грубые» в смысле А. А. Андронова и Л. С. Понтрягина [36], т. е. системы, топологическая структура которых не меняется при малых изменениях правых частей уравнений. В рассматриваемом случае, очевидно, при формулировке условий грубости необходимо следить за тем, чтобы возмущения правых частей не нарушали структуры вектора b и матрицы A. Принимая это во внимание, будем говорить, что система (1.1) грубая, если при достаточно малых ε_{ij}, η_j $(i, j = 1, \ldots, n)$, таких, что $(a_{ij} + \varepsilon_{ij}) = -(a_{ji} + \varepsilon_{ji})$, $\operatorname{sign}(a_{ij} + \varepsilon_{ij}) = \operatorname{sign}(a_{ij})$ при $i, j = 1, \ldots, n$; $\operatorname{sign}(b_i + \eta_i) = \operatorname{sign}(b_i)$ при $i = 1, \ldots, n$ система уравнений

$$x_i' = x_i\Big[(b_i + \eta_i) + \sum_{j=1}^{n} (a_{ij} + \varepsilon_{ij}) x_j\Big] \quad (i = 1, \ldots, n) \tag{3.2}$$

и система (1.1) имеют одну и ту же топологическую структуру.

Следствие. Пусть система (1.1) грубая, пусть элементы матрицы A удовлетворяют условиям теоремы 1 и пусть $r \geqslant (n-1) / 3$. Тогда каждое решение $\mathbf{x}(t)$ системы (1.1) с начальными условиями $\mathbf{x}(0) > 0$ ограничено и при $t \to \infty$ неограниченно приближается к точке $\mathbf{x}^*$.

Доказательство. По предположению $r \geqslant (n-1)/3$, т. е. число неизвестных в системе (3.1) не больше числа уравнений. Если система (3.1) имеет только изолированные решения, то утверждение следствия вытекает из теоремы 1. Пусть система (3.1) имеет неизолированные решения. Рассмотрим наряду с системой (1.1) ее возмущенный вариант — систему (3.2). Используя имеющуюся свободу в выборе возмущений, выберем их так, чтобы возмущенная система (3.1) имела только изолированные решения. Для этого, например, достаточно [37] выбрать возмущения таким образом, чтобы ранг матрицы, составленной из первых производных функций, входящих в возмущенную систему (3.1) и вычисленный в рассматриваемой точке, был равен $n - r$. Все решения с начальными условиями $\mathbf{x}_\varepsilon(0) > 0$, системы (3.2), по теореме 1 ограничены и стремятся к точке покоя $\mathbf{x}_\varepsilon^*$, а в силу предположения грубости это же утверждение справедливо и для исходной системы.

В некоторых случаях, однако, применение полученных результатов лучше заменить конкретным рассмотрением структуры множества V^*.

Рассмотрим биологическое сообщество, состоящее из популяций n видов, в котором каждый последующий вид является потребителем предыдущего, т. е. вид с номером i потребляет вид $i-1$ и только его, причем собственное лимитирование для всех видов, кроме первого (растительности), отсутствует, а рост первого вида лимитирован [26]. В этом случае система (1.1) записывается следующим образом:

$$
\begin{aligned}
(3.3)\qquad & x_1' = x_1(b_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2), \\
& x_i' = x_i(b_i + a_{i,\,i-1}x_{i-1} - a_{i,\,i+1}x_{i+1}) \\
& a_{n,\,n+1} = 0 \quad (i = 2, \ldots, n)
\end{aligned}
$$

Координаты положения равновесия системы (3.3) можно записать в явном виде (не будем здесь останавливаться на этой процедуре, поскольку она не вызывает затруднения).

Определим коэффициенты α_i $(i = 1, \ldots, n)$ в функции U (см. (2.5)) следующим образом:

$$\alpha_1 = 1, \quad \alpha_{i+1} = \alpha_i \frac{a_{i,\,i+1}}{a_{i+1,\,i}} \quad (i = 1, \ldots, n-1)$$

При таком выборе значений α_i имеем $U^{\cdot}(\mathbf{x}) = -a_{11}(x_1 - x_1^*)^2$. Покажем, что множество $U^* = \{\mathbf{x}\colon x_1 = x_1^*,\ \mathbf{x} > 0\}$ не содержит целых траекторий, кроме точки покоя $\mathbf{x} = \mathbf{x}^*$. Действительно, структура уравнений (3.3) такова, что справедливы импликации

$$
\begin{aligned}
& x_1'(t) = 0 \Rightarrow x_2(t) = x_2^* \\
& x_2'(t) = 0 \Rightarrow x_3(t) = x_3^* \\
& \ldots\ldots\ldots\ldots \\
& x_{n-1}'(t) = 0 \Rightarrow x_n(t) = x_n^*
\end{aligned}
$$

что и доказывает отсутствие на множестве U^* целых траекторий, кроме точки $\mathbf{x}^*$. Таким образом, доказана следующая теорема.

Теорема 2. Пусть некоторое сообщество состоит из видов, взаимодействующих по типу «хищник — жертва». Пусть каждый последующий вид является потребителем только предыдущего и пусть рост первого вида лимитирован. Тогда, если в сообществе существует положение равновесия $\mathbf{x}^* > 0$, то при любых начальных условиях $\mathbf{x}(0) > 0$ эволюция сообщества происходит таким образом, что $\mathbf{x}(t) \to \mathbf{x}^*$ при $t \to \infty$.

4. Взаимодействия конкурентного типа. В случае взаимодействий конкурентного типа элементы матрицы A неположительны и вектор $\mathbf{b} > 0$. При некоторых дополнительных ограничениях на механизмы взаимодействия (подробно эти ограничения рассмотрены в [38]) оказывается, что матрица A симметрична. В работе [39] предложено исследование решений системы (1.1) с симметричной матрицей A проводить с помощью функции

$$F(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^{n} b_i x_i + \frac{1}{2} \sum_{i,\, j=1}^{n} a_{ij} x_i x_j \tag{4.1}$$

производная которой вдоль решений системы (1.1) записывается следующим образом:

$$F^{\cdot}(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^{n} x_i \left(\frac{\partial F}{\partial x_i}\right)^2 \geqslant 0 \quad \text{при} \quad \mathbf{x} > 0 \tag{4.2}$$

Последнее неравенство позволяет сформулировать теорему, которую запишем после введения дополнительных обозначений.

Пусть $M \subset R_+^n$ — инвариантное множество системы (1.1), состоящее из точек покоя. В общем случае множество M состоит из нескольких компонент связности. Через M_+ обозначим ту его компоненту связности, которая содержит точки с положительными координатами, т. е. $M_+ \cap \operatorname{Int} R_+^n \neq \varnothing$ ($\varnothing$ — пустое множество, $\operatorname{Int} R_+^n$ — внутренность множества R_+^n). Ясно, что можно говорить об одной компоненте M_+, поскольку координаты точек покоя с положительными координатами определяются линейной системой уравнений (2.1). Заметим, что если $\det A \neq 0$, то M_+ либо состоит из одной точки $\mathbf{x}^* > 0$, либо $M_+ = \varnothing$.

Теорема 3. Пусть матрица $A \leqslant 0$ симметрическая и вектор $\mathbf{b} > 0$. Тогда:

1) предельное множество любого ограниченного решения $\mathbf{x}(t)$ системы (1.1) с начальными условиями $\mathbf{x}(0) \geqslant 0$ состоит из точек покоя;

2) множество M_+ асимптотически устойчиво тогда и только тогда, когда на нем достигается максимум (собственный или несобственный) функции F;

3) все компоненты множества $M \setminus M_+$ неустойчивы.

Доказательство. Из соотношений (4.1), (4.2) ясно, что

$$\{\mathbf{x}\colon F(\mathbf{x}) = 0,\ \mathbf{x} \geqslant 0\} = \{\mathbf{x}\colon F^{\cdot}(\mathbf{x}) = 0,\ \mathbf{x} \geqslant 0\} = M$$

и, следовательно, первые два утверждения теоремы вытекают непосредственно из соответствующих теорем Ла-Салла (см. [40], стр. 75) и Четаева (см. [40], стр. 52). Для доказательства третьего утверждения достаточно заметить, что в силу неравенства $b > 0$ ни в одной из точек покоя $x^* \in \mathrm{Fr}\, R_+^n$ ($\mathrm{Fr}\, R_+^n$ — граница множества R_+^n) не достигается локальный максимум функции F.

Следствие. Пусть $M_+ \neq \varnothing$ и пусть матрица A не имеет положительных характеристических чисел. Тогда любое решение $x(t)$ системы (1.1) с начальными значениями $x(0) > 0$ неограниченно приближается к множеству M_+ при $t \to \infty$.

Доказательство. Пусть точка $x^* \in M_+$. Положим $y = x - x^*$. Для функции F получаем следующее выражение:

$$F(y) = \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^{n} a_{ij} y_i y_j$$

Таким образом, для того, чтобы функция F достигала своего максимума в точке x^*, необходимо и достаточно, чтобы матрица не имела положительных характеристических чисел.

Подчеркнем, что согласно сформулированному следствию устойчивость множества M_+ определяется только свойствами матрицы A и не зависит от коэффициентов линейного роста b_i ($i = 1, \ldots, n$).

Автор благодарит Б. Г. Заславского, прочитавшего статью и сделавшего ряд полезных замечаний.

Поступила 4 VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. *Lotka A. J.* Undamped oscillations derived from the law of mass action. J. Amer. Chem. Soc., 1920, vol. 42, No. 8, p. 1595—1599.
2. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. Успехи физ. наук, 1928, т. 8, вып. 1.
3. *D'Ancona U.* The struggle for existence. Leiden, Brill, 1954.
4. *Scudo F. M.* Vito Volterra and theoretical ecology, 1971. Theor. popul. biol., 1971, vol. 2, No. 1, p. 21—23.
5. *Ляпунов А. А.* Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозе. Ж. общ. биол., 1968, т. 29, № 6.
6. *Колмогоров А. Н.* Качественное изучение математической модели динамики популяций. Проблемы кибернетики, вып. 25. М., «Наука», 1972.
7. *Leigh E. G. Jr.* The ecological role of Volterra's equations. In: Some mathematical problems in biology. Providence, 1968.
8. *Lotka A. J.* Elements of mathematical biology. N. Y., Dover, 1956.
9. *Kerner E.* A dynamical approach to chemical kinetics: mass-action laws as generalized. Bull. Math. Biophys., 1972, vol. 34, No. 2, p. 243—275.
10. *Oster G. F., Perelson A. S.* Chemical reaction dynamics. I. Arch. Rat. Mech. and Analysis, 1974, vol. 55, No. 3, p. 230—274.
11. *Cowan J. D.* A statistical mechanics of nervous activity. Lectures on mathematics in the life sciences, 1970, vol. 2.
12. *Samuelson P. A.* Generalized predator-prey oscillations in ecological and economic equilibrium. Proc. Nat. Acad. Sci., 1971, vol. 68, No. 3, p. 980—983.
13. *Gandolfo G.* Mathematical methods and models in economic dynamics. Amsterdam, North-Holland Publ. Co., 1971.
14. *Dasarathy B. V.* Dynamics of a class of social interaction systems. Internat. J. Systems Sci., 1974, vol. 5, No. 4, p. 329—333.
15. *Dasarathy B. V.* On a generalized dynamic model of bi-state social interaction processes. Internat. J. Systems Sci., 1974, vol. 5, p. 499—506.
16. *Kerner E. H.* A statistical mechanics of interacting biological species. Bull. Math. Biophys., 1957, vol. 19, p. 121—146.
17. *Kerner E. H.* Further considerations on the statistical mechanics of biological associations. Bull. Math. Biophys., 1959, vol. 21, p. 217—240.
18. *Kerner E. H.* On the Volterra — Lotka principle. Bull. Math. Biophys., 1961, vol. 23, No. 2.

19. *Алексеев В. И., Полищук Е. М., Юзефович Г. И.* Некоторые математические вопросы статистической механики биологических систем. В сб. трудов по агрономической физике, 1969, вып. 23.
20. *Garfinkel D.* A simulation study of the effect on simple ecological systems of making rate of increase of population density-dependant. J. Theor. Biol., 1967, vol. 14, No. 1, p. 46—58.
21. *Garfinkel D.* Effect on stability of Lotka—Volterra ecological systems of imposing strict territorial limits on populations. J. Theor. Biol. 1967, vol. 14, No. 3, p. 325—327.
22. *Cramer N. F., May R. M.* Interspecific competition, predation and species diversity. J. Theor. Biol., 1972, vol. 34, No. 2, p. 289—293.
23. *Rosenzweig M. L., MacArthur R. H.* Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. Amer. Naturalist, 1963, vol. 97, No. 895, p. 209—223.
24. *Strobeck C.* N species competition. Ecology, 1973, vol. 54, No. 3.
25. *Полетаев И. А.* О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. Проблемы кибернетики, вып. 16. М., «Наука», 1966, стр. 171—190.
26. *Эман Т. И.* О некоторых математических моделях в биогеоценозах. Проблемы кибернетики, вып. 16, М., «Наука», 1966, стр. 191—202.
27. *Гильдерман Ю. И.* Об одной модели сосуществования двух биологических видов. Проблемы кибернетики, вып. 16. М., «Наука», 1966, стр. 203—216.
28. *Алексеев В. В., Крышев И. И.* Кинетические уравнения для описания динамики биогеоценозов. Биофизика, 1974, т. 19, вып. 4.
29. *Rescigno A., Richardson I. W.* The deterministic theory of populations dynamics. In: Foundations of Mathematical Biology, 1973. New-York — London, Acad. Press, 1973, vol. 3, p. 283—360.
30. *Goel N. S., Maitra S. C., Montroll E. W.* On the Volterra and other non-linear models of interacting populations. New-York — London, Acad. Press, 1971.
31. *Thornton K. W., Mulholland R. J.* Lagrange stability and ecological systems. J. Theor. Biol., 1974, vol. 45, No. 2, p. 473—485.
32. *Rosen R.* Dynamical system theory in biology, vol. 1. Stability theory and its applications, N. Y., 1970.
33. *Aiken R. C., Lapidus L.* The stability of interacting populations. Internat. J. Systems Sci., 1973, vol. 4, p. 691—695.
34. *Пых Ю. А.* Об устойчивости одного класса систем нелинейных дифференциальных уравнений. Докл. АН СССР, 1972, т. 203, № 4.
35. *Барбашин Е. А., Красовский Н. Н.* О существовании функции Ляпунова в случае асимптотической устойчивости в целом. ПММ, 1954, т. 18, вып. 3.
36. *Андронов А. А., Понтрягин Л. С.* Грубые системы. Докл. АН СССР, 1937, т. 14, № 5.
37. *Фихтенгольц Г. М.* Курс дифференциального и интегрального исчисления, т. 1. М., Физматгиз, 1962.
38. *Levins R.* Evolution in changing environments. Princeton, Univ. Press, 1968.
39. *MacArthur R.* Species packing and competitive equilibrium for many species. Theor. Popul. Biol., 1970, vol. 1, No. 1, p. 1—11.
40. *Ла-Салль Ж., Лефшец С.* Исследование устойчивости прямым методом Ляпунова. М., «Мир», 1964.